APÊNDICE 1

Multiplicação simples de matrizes por vetores

A multiplicação de matrizes pode ser pouco intuitiva à primeira vista para aqueles que são pouco familiarizados com seu conceito. Por isso, vamos dar um exemplo aqui de como podemos fazer essa operação.

A multiplicação de matrizes mais comum para os fins citados no manuscrito é a multiplicação de uma matriz por um vetor. Geralmente a matriz é o Modelo Populacional Matricial (MPM) que será denotado por **A**, e o vetor é o número de indivíduos em cada estágio ou classe etária em um período *t*, geralmente denotado por N_t. Aqui vamos adaptar para idades a matriz da espécie *Lontra canadenses* disponibilizada em Gorman *et al.* (2008), previamente apresentada nas figuras 1 e 3 e projetada por 15 anos como fizemos na figura 4. Vamos começar a nossa projeção a partir de um conjunto aleatório de indivíduos em cada classe etária. A esse conjunto de números representando o total de indivíduos damos o nome de *vetor*, que será denotado aqui como N_0 já que não foi projeto nenhuma vez até o momento. O script para essa operação está disponível no apêndice 2.

Vamos considerar que:

$$A=\begin{bmatrix} 0 & 0{,}17 & 0{,}65 \\ 0{,}60 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}60 & 0{,}76 \end{bmatrix} \text{ e } N_0=\begin{bmatrix} 33 \\ 27 \\ 78 \end{bmatrix} \text{, sendo que } N_0=\begin{bmatrix} indivíduos\ com\ 1\ ano \\ indivíduos\ com\ 2\ anos \\ indivíduos\ > 2\ anos \end{bmatrix} \qquad \text{eq.1}$$

Sendo assim, para cada linha da matriz, iremos multiplicar seus elementos pelos elementos do vetor populacional e somá-los:

$$N_1 = A * N_0 \qquad \text{eq.2}$$

$$N_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0{,}17 & 0{,}65 \\ 0{,}60 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}6 & 0{,}76 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 33 \\ 27 \\ 78 \end{bmatrix}$$

$$N_1 = \begin{bmatrix} \boxed{(0 * 33) + (0{,}17 * 27) + (0{,}65 * 78)} \\ (0{,}60 * 33) + (0 * 27) + (0 * 78) \\ \boxed{(0 * 33) + (0{,}60 * 27) + (0{,}76 * 78)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 55 \\ 20 \\ 75 \end{bmatrix}$$

Podemos projetar a população estudada para um próximo período, N_2 utilizando agora o número de indivíduos em N_1. Ou seja, $N_2 = A * N_1$

$$N_2 = \begin{bmatrix} 0 & 0{,}17 & 0{,}65 \\ 0{,}6 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}6 & 0{,}76 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 55 \\ 20 \\ 75 \end{bmatrix}$$

$$N_2 = \begin{bmatrix} 52 \\ 33 \\ 69 \end{bmatrix}$$

E assim por diante para N_3, N_4,....., até N_t.

Cálculo de autovalores:

Como demonstrado na figura 3 do manuscrito, se projetarmos o nosso modelo matricial de forma consecutiva teremos, em algum momento, uma taxa de crescimento fixa (crescimento assintótico) que é igual ao maior autovalor da matriz de interesse, e uma estrutura populacional estável (ou seja, sem mudanças em suas proporções) que equivale a um dos autovetores da matriz. Aqui vamos adotar uma abordagem um pouco diferente do que geralmente adota-se nos livros especializados para explicar autovalores e autovetores.

Vamos então pegar o número de indivíduos em cada classe etária em um momento qualquer após a população alcançar o crescimento assintótico. Em outras situações chamaríamos ele de N_t mas vamos chamá-lo de *w* para manter a nomenclatura consistente com Caswell (2001). Como a proporção de indivíduos em w se mantem constante independente do período de tempo projetado, chamamos w de estrutura populacional estável. Se quisermos projetar nossa população a partir daqui temos duas possibilidades: 1) podemos continuar projetando a nossa população da maneira normal, ou seja $N_{t+1} = A * w$; ou 2) podemos utilizar apenas o crescimento assintótico $N_{t+1} = \lambda_1 * w$ e obteremos a mesma projeção populacional. Isso significa que podemos dizer que **A***w = λ*w.

Perceba que aqui estamos utilizando apenas o autovalor dominante quando na verdade o número de autovalores será sempre igual ao número de estágios considerados no nosso MPM. Esses outros autovalores podem ser interessantes para propósitos específicos. Por exemplo, se quiséssemos avaliar a velocidade de retorno de uma população às condições iniciais após uma perturbação, poderíamos utilizar a métrica chamada de *damping ratio* que nada mais é do que o a magnitude da proporção entre o maior e o segundo maior autovalor, matematicamente = $\rho = |\frac{\lambda_1}{\lambda_2}|$ (ver Tabela 1). A formulação completa para encontrar todos os autovalores de uma matriz é (**A** – λI)*x=0 e vamos desenvolvê-la aqui para uma matriz hipotética. No apêndice 2 fornecemos o mesmo processo aplicado à população de *Lontra canadenses* utilizada nas figuras 1 e 3 do manuscrito.

Formulação matemática para encontrar os autovalores de uma matriz.

Sabemos que, uma vez alcançado o crescimento assintótico, tanto faz multiplicarmos o MPM pela estrutura etária estável, *w*, ou o crescimento assintótico pela estrutura etária estável. Ou seja:

$$\mathbf{A} * w = \lambda * w \qquad \text{eq.3}$$

Em outras palavras, podemos dizer que não há diferença entre as duas formas de calcular o crescimento populacional entre um intervalo de tempo. O que pode ser representado matematicamente como:

$$\mathbf{A} * w - \lambda * w = 0 \qquad \text{eq.4}$$

Para deixar claro que estamos trabalhando com matrizes e não com o número absoluto de indivíduos, a notação mais comum é:

$(\mathbf{A} - \lambda I) * w = 0$ ou, como apresentado na primeira vez neste apêndice, $(\mathbf{A} - \lambda I) * x = 0$

Apesar de *w* ser equivalente a *x*, é comum darmos preferência para o uso de *w* para deixar claro que essa fórmula apenas é correta quando a população alcançou o crescimento assintótico. A letra **I** por sua vez é uma matriz em que a sua diagonal é composta por 1 e todo o resto é composto por 0 (veja em eq. 6). Essa matriz é chamada de *Matriz identidade* e serve para transformar um vetor (um conjunto de números) em uma matriz. Abaixo reproduzimos um exemplo disponível em Caswell (2001, pag. 665).

No exemplo disponível em Caswell (2001), nossa matriz **A** é representada abaixo. Como podem ver, esse exemplo não é um MPM apesar das propriedades mencionadas acima permanecerem as mesmas.

$$A = \begin{bmatrix} 3 & -6 \\ 2 & -5 \end{bmatrix}, \qquad \text{eq.5}$$

Para encontrarmos os autovalores da matriz A acima, precisamos igualá-la a zero pela fórmula (**A** – λI)*w=0. Sendo assim teremos:

$$\left(\begin{bmatrix} 3 & -6 \\ 2 & -5 \end{bmatrix} - \lambda * \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}\right) * w = 0 \qquad \text{eq.6}$$

A vantagem de calcular os autovalores quando a população chega ao crescimento assintótico é sabermos que a proporção de indivíduos em w será constante. Se esse valor é constante podemos assumir que ele é 1, ou seja, engloba todos os indivíduos. Como qualquer número multiplicado por 1 é igual a ele mesmo, podemos simplesmente ignorá-lo. Note a matriz identidade **I**, onde sua diagonal é preenchida com 1 como foi mencionada acima, sendo multiplicada por λ . Como resultado temos a fórmula a seguir:

$$\left(\begin{bmatrix} 3 & -6 \\ 2 & -5 \end{bmatrix} - \lambda * \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}\right) * 1 = 0 \qquad \text{Eq.7}$$

Agora podemos resolvê-la até onde for possível.

$$\left(\begin{bmatrix} 3 & -6 \\ 2 & -5 \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \lambda \end{bmatrix}\right) * 1 = 0$$

$$\left(\begin{bmatrix} 3-\lambda & -6 \\ 2 & -5-\lambda \end{bmatrix}\right) * 1 = 0$$

$$= \begin{bmatrix} 3-\lambda & -6 \\ 2 & -5-\lambda \end{bmatrix} = 0$$

Estamos quase lá. A equação acima representa finalmente a formula (A – λI)*x=0. Agora podemos encontrar todos os autovalores de uma única vez. Porém, para isso, precisamos lançar mão de um novo conceito, o conceito de *determinantes*. Determinantes são, por definição, a função matemática que compreende todas as propriedades características da matriz. Para encontrar o determinante de uma matriz 2 x 2 basta multiplicar os elementos da matriz de forma cruzada e somar os seus produtos. O resultado final dessa operação é um polinômio como mostramos abaixo para o resultado da equação que acabamos de obter. Outro conceito importante é o conceito de *função característica da matriz*. Sempre que a matriz tiver dimensão maior ou igual a dois a busca por seus determinantes, como feito acima, irá necessariamente chegar a um polinômio. A esse polinômio, dá-se o nome de *função característica da matriz*.

$$\begin{bmatrix} 3-\lambda & -6 \\ 2 & -5-\lambda \end{bmatrix} = 0 \qquad \text{Eq.7}$$

$$= [(-6) * 2)] - \ [(3-\lambda) *(-5-\lambda)] = 0$$

$$= [(-12)] - \ [-15 - 3\lambda + 5\lambda + \lambda^2] = 0$$

$$= -\lambda^2 - \ 2\lambda + 3 = 0$$

Finalmente, para encontrar os dois autovalores da nossa matriz de exemplo, basta aplicarmos a fórmula quadrática (fórmula de Báskara) e encontrarmos os dois valores possíveis onde o polinômio característico da matriz seja igual a 0.

$$\boxed{\text{Fórmula quadrática} = \frac{-b \pm \sqrt{b^2-4ac}}{2a}}$$

$$x' = \frac{-(-2) + \sqrt{(-2)^2 - 4*(-1)*3}}{2*(-1)} = \ -3$$

$$x'' = \frac{-(-2) - \sqrt{(-2)^2 - 4*(-1)*3}}{2*(-1)} = 1$$

No caso da matriz hipotética mencionada acima os autovalores serão, em ordem de grandeza, λ_1= 1 e λ_2= -3. Quando temos um polinômio de segundo grau, aquele onde a incógnita aparece apenas como λ e λ^2 é simples de resolvermos essa questão como fizemos acima, no entanto à medida que nosso MPM aumenta de tamanho maiores as ordens do polinômio característico dessa matriz e outras técnicas matemáticas são necessárias para resolvê-lo. Por essa razão limitei-me a replicar o exemplo demonstrado em Caswell (2001) para uma matriz hipotética de dimensão 2 x 2. No apêndice 2 fornecemos os códigos em R para calcular os autovalores da matriz que utilizamos como exemplo e aplicamos a mesma técnica à matriz de *Lontra canadensis* previamente utilizada.

Cálculo das sensitividades e elasticidades

Como havíamos comentado, as sensitividades podem ser calculadas diretamente a partir da derivada parcial de cada elemento da matriz (eq. 8) ou a partir de simulações. É mais fácil demonstrar como se calcula a sensitividade e elasticidade a partir de simulações e por isso mais informações são demonstradas no apêndice 2 desse artigo. Antes disso, é necessário lembrar que a derivada é parcial justamente por calcular como a mudança em um elemento da matriz afeta o crescimento populacional se e somente se todos os outros elementos da matriz continuam iguais.

$$S_{a_{ij}} = \frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}} \qquad \text{eq.8}$$

Relembre que a sensitividade se refere à contribuição absoluta que uma pequena mudança em cada célula da matriz (ou taxa vital em nosso MPM) irá resultar no crescimento populacional. Se quiséssemos saber a contribuição proporcional precisaríamos reescalonar esses valores e nossa fórmula seria um pouco diferente:

$$E_{a_{ij}} = \frac{a_{ij}\lambda}{\lambda} * \frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}} \qquad \text{eq.9}$$

Tabela 1. Revisão não extensiva de usos e aplicações a partir dos modelos populacionais matriciais. Scripts com exemplos para cada um dos cálculos estão disponíveis no apêndice 2.

Métrica	Cálculo	Interpretação	Exemplo
Taxa de reprodução líquida	R0=$\sum l(x)b(x)$	Número médio de fêmeas produzidas por cada fêmea ao longo da vida. Na fórmula R0 é equivalente ao número de prole produzida (*b*) em cada classe etária (*x*) descontada a probabilidade de sobrevivência (*l*). Essa notação é melhor entendida no contexto de tabelas de vida (ver Gotelli (2009).	
Tempo de geração	$T = \frac{log\ R_0}{log\ \lambda_1}$	Há diversas definições para tempo de geração. Aqui usaremos a proposta por Caswell (2001) que é o tempo necessário para que uma população cresça equivalente ao R0	(Caswell 2001)
Sensibilidade (Derivada de 1ª Ordem)	$S_{a_{ij}} = \frac{d\lambda}{da_{ij}}$	$S_{a_{ij}}$= Contribuição do parâmetro demográfico para o crescimento populacional assintótico (λ)	(Wisdom and Mills 1997)
		$S_{a_{ij}}$= Intesidade da seleção natural atuando no parâmetro demográfico ($\boldsymbol{a_{ij}}$)	(Coulson et al. 2006)
Elasticidade (Derivada de 1ª Ordem)	$E_{a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda}\frac{d\lambda}{da_{ij}}$	$E_{a_{ij}}$ = Contribuição relativa do parâmetro demográfico para o crescimento populacional	Caswell (2001)
Elasticidade estocástica (Derivada de 1ª Ordem)	$E^S_{a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda}\frac{d\lambda}{da_{ij}}$	$E^S_{a_{ij}}$ = Contribuição relativa do parâmetro demográfico para o crescimento populacional	(Tuljapurkar et al. 2003)
Elasticidade estocástica com respeito da	$E^S_{a_{ij}} = E^{S^{\mu}}_{ij} + E^{S^{\sigma}}_{ij}$	$E^{S^{\sigma}}_{ij}$ = Contribuição relativa da variância do parâmetro demográfico para o crescimento populacional	(Tuljapurkar et al. 2003)

variância (Derivada de 1ª Ordem Proporcional)			
Efeito da variação das taxas vitais no crescimento populacional	$E_{ij}^{S^{\sigma}} = E_{a_{ij}}^{S} - E_{ij}^{S^{\mu}}$	T= Efeito total da variação nos parâmetros demográficos no crescimento populacional	(Haridas and Tuljapurkar 2005)
Sensibilidade da sensibilidade (Derivada de 2ª Ordem)	$S^2{}_{a_{ij}} = \frac{d^2\lambda}{d^2 a_{ij}}$	$S^2 > 0$ Seleção disruptiva - Aumenta variação $S^2 < 0$ Seleção estabilizadora - Reduz variação	(Caswell 1996)
Resiliência* (“damping ratio”)	$\rho = \frac{\lambda_1}{\lvert\lambda_2\rvert}$	Tempo necessário para que uma população retorno ao crescimento assintótico. Os valores de *damping ratio* (ρ) são melhores entendidos quando comparados entre populações. Populações com menores valores de ρ retornam mais fácil ao crescimento assintótico do que aquelas com maiores valores de ρ	Caswell (2001) (Capdevila et al. 2020b)
Demanda conflitante (Trade-off)	$trade-off = -\frac{e_s}{e_f}$	Trade-off = demanda conflitante	(Jones and Tuljapurkar 2015)

*Existem diferentes fórmulas, apenas a disponível no pacote *popbio* foi demonstrada aqui.